УДК 595.422:591.5

Г. И. Щербак

О ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОМ РАЗВИТИИ КЛЕЩЕЙ СЕМЕЙСТВА RHODACARIDAE OUDEMANS, 1902

Общепринято мнение, что у паразитиформных клещей, в том числе и клещей семейства Rhodacaridae, постэмбриональное развитие чисто эпиморфное (Захваткин, 1952; Ланге, Захваткин, 1953; Ланге, 1969). Основой для такого утверждения послужили наблюдения А. Б. Ланге над развитием клещей *Rhodacarus* sp., позволившие сделать вывод о том, что у зародыша гамазового клеща происходит формирование всех сегментов тела, но затем имеет место сокращение сегмента IV ног и нескольких сегментов в области соединения головогруди и брюшка. При последующем превращении личинки в протонимфу временно «спрятанные» сегменты и ноги IV пары как бы развертываются и нормальная организация клеща сразу восстанавливается (Ланге, 1969). Следовательно, доказательство сокращения VI сегмента А. Б. Ланге видит в закладке, а затем редукции IV пары ног, в результате чего появляется шестиногая личинка, каких-либо доказательств закладки и затем редукции еще нескольких сегментов он не приводит.

При изучении клещей семейства Rhodacaridae Oudemans, 1902 s. Shcherbak, 1980 мы имели возможность проследить постэмбриональное развитие представителей ряда родов, объединяемых нами в это семейство, что позволило представить закономерности формирования хетома и, пользуясь хетологическим методом, сегментарного состава идиосомы родакарид. Рассмотрено также формирование на разных фазах развития родакарид щелевидных органов. Так как закономерности формирования хетома от фазы к фазе у представителей всех изученных нами родов идентичны, мы рассмотрим этот вопрос в целом для родакарид.

Предложенные в качестве иллюстраций рисунки несколько схематичны, так как на них не показаны детали строения поверхности тела клеща.

Личинка (рис. 1, *а* — 4, *а*). Форма тела личинки яйцевидная, передняя подосомальная часть заметно шире опистосомы. Все щиты на спинной и брюшной стороне слабо склеротизованы. Вся подосома (роды *Rhodacarus* Oudms., *Rhodacarellus* Willm., *Minirhodacarellus* Shcherbak, *Dendrolaelaps* Halbert, *Insectolaelaps* Shcherbak) или ее центральная часть (род *Rhodacaropsis* Willm.) покрыты подосомальным щитом. Щит обычно без разделительной борозды, она имеется только у клещей рода *Minirhodacarellus* (Karg, 1971). На подосомальном щите 9 пар щетинок. Вне щита на подосоме щетинки отсутствуют. Набор щетинок и их взаиморасположение, за исключением одной пары щетинок (S_2), у всех известных нам личинок родакарид одинаковы. Щетинки S_2 у клещей подсемейств Rhodacarinae и Rhodacarellinae расположены на одном уровне с D_3, у клещей подсемейства Dendrolaelapinae — впереди от D_3.

На подосомальном щите расположены следующие щетинки: на переднем крае щита F_1, позади них в одном продольном ряду V, D_1, D_2 и D_4, второй продольный ряд образуют T_1, Sc и D_3. Отдельно на краю щита находятся S_2. Щетинки D_3 всегда отставлены в стороны от средней продольной оси тела, так что между D_2 и D_4 постоянно большее расстояние, чем между D_1 и D_2. Именно здесь, между щетинками D_2 и D_4 у многих дейтонимф и у всех половозрелых особей родакарид расположены склеронодули — места прикрепления интертергальных мышц. Интересно отметить, что такая топография щетинок D_1—D_4 сохраняется у всех гамазид на всех фазах развития и, по-видимому, может быть охарактеризована как один фен.

На опистосоме форма, размеры и степень склеротизации щита у клещей разных родов, а иногда и видов в пределах каждого рода сильно варьируют. Так, у клещей рода *Rhodacarellus* щит крупный, покрывает почти всю заднюю половину тела. У известных видов клещей рода

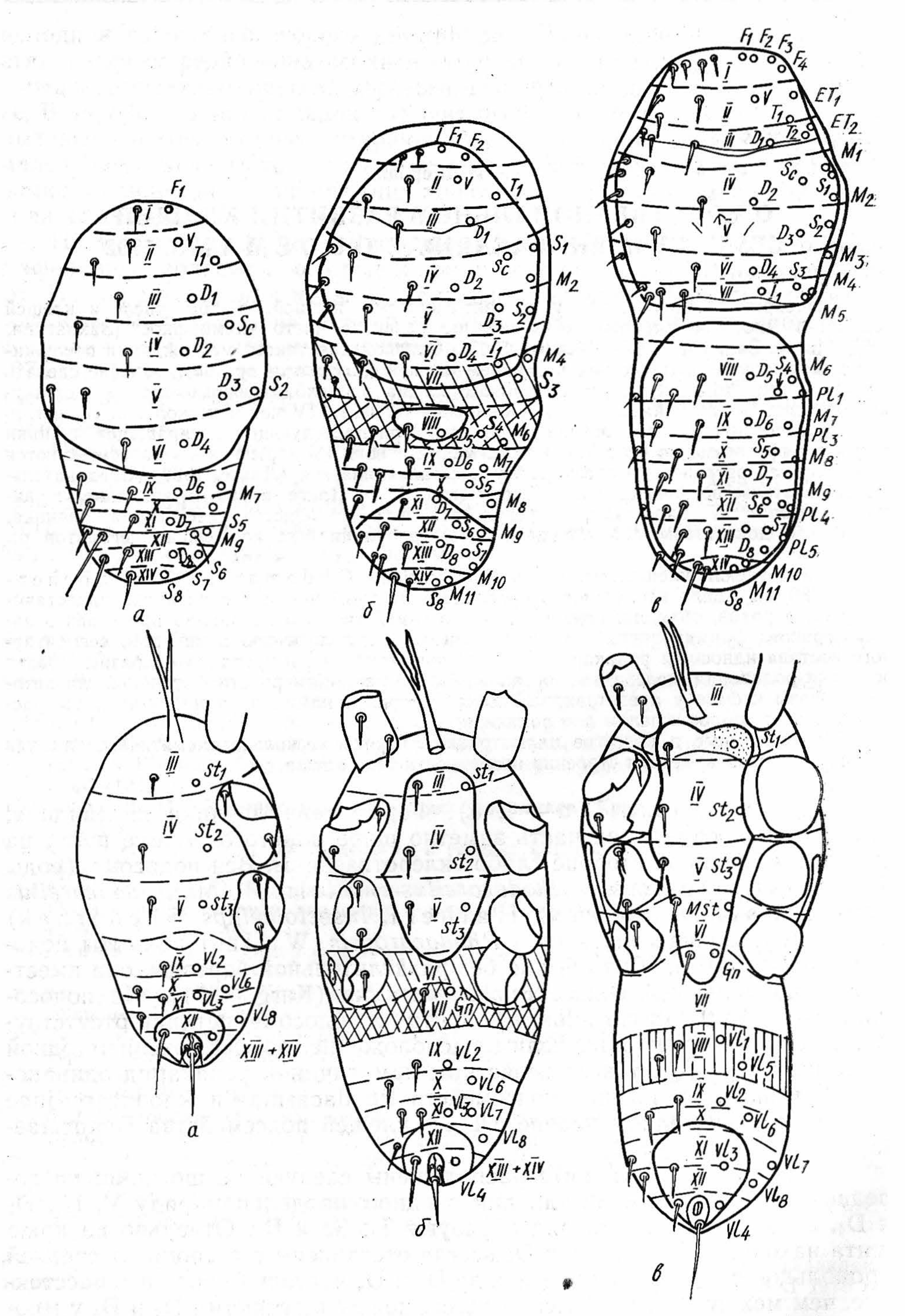


Рис. 1. Спинная (верхний ряд) и брюшная (нижний) сторона клещей рода *Rhodacarus*: *а* — личинка; *б* — протонимфа; *в* — дейтонимфа.

Rhodacarus и подсемейства Dendrolaelapinae он небольшой, расположен позади щетинок D_7 и часто настолько слабо склеротизован, что его очертания угадываются только по строению покровов. У клещей родов *Rhodacaropsis* и *Minirhodacarellus* щит не сформирован вовсе. У клещей разных родов количество щетинок на опистосоме колеблется. У всех клещей постоянно имеются 9 пар щетинок. Строгий продольный ряд образуют

щетинки D_6—D_8 и S_8; пять пар, обозначенных нами как S_5—S_7, M_7 и M_9, расположены по бокам D_6—D_8 и не образуют четких продольных рядов. Кроме того, у клещей рода *Rhodacaropsis* имеются еще две пары щетинок — I_3 и M_{10}, а у личинок подсемейства Dendrolaelapinae — M_{10}.

На брюшной стороне на подосоме постоянно имеются St_1—St_3, на опистосоме — пять пар вентральных щетинок: Vl_2—Vl_4, Vl_6 и Vl_7 и одна непарная постанальная щетинка. Кроме того, внизу по бокам тела могут быть еще одна — две пары щетинок, однако часто трудно решить к какой группе — вентральных или боковых щетинок их следует отнести. На анальных клапанах у личинок всех родакарид имеется пара эуанальных щетинок.

Протонимфа (рис. 1, *б* — 4, *б*). Подосомальный щит на этой фазе развития по форме и степени склеротизации почти не отличается от такового у личинки, но он удлиняется и на его заднем конце появляется новый поперечный ряд щетинок. Разделительная борозда развита у всех видов, имеющих ее на фазе дейтонимфы и у взрослых форм. На подосоме 15 пар щетинок, кроме личиночного набора хет появляются щетинки F_2, S_1, S_3, I_1, M_2 и M_4. У всех известных нам протонимф родакарид 11 пар щетинок (F_1, F_2, V, T_1, Sc, D_1—D_4, I_1 и S_2) находятся на подосомальном щите, а одна пара (S_3) вне щита. Кроме того, щетинки S_1, M_2 и M_4 могут быть и на щите и вне щита.

Опистосома протонимф заметно длиннее, чем у личинки. На ней у всех известных нам родакарид, за исключением рода *Rhodacaropsis,* 15 пар щетинок, кроме личиночного набора хет у них появляются D_5, S_4, M_6, M_9, (M_{10}) и M_{11}. Первые три пары образуют новый поперечный ряд. У клещей рода *Rhodacaropsis* на опистосоме 19 пар щетинок. Кроме указанных у них появляются щетинки I_3, Pl_1 и Pl_3.

Пигидиальный щит у всех клещей небольшой, на щите, как правило, восемь пар щетинок (D_7, D_8, S_6—S_8, M_9—M_{11}), а у протонимф рода *Rhodacaropsis* еще и I_3.

Кроме пигидиального щита у клещей отдельных родов появляются парные и непарные склериты. Так, у протонимф подрода *R. (Rhodacarus)* щетинки D_5 расположены на непарном крупном склерите, кроме того, у отдельных видов (например у *R. olgae*) имеется пара склеритов, на которых находятся S_4. У клещей родов *Minirhodacarellus* и *Insectolaelaps* имеются 3—4 мелких парных склерита, на которых щетинки отсутствуют.

На брюшной стороне в дополнение к личиночному набору появляется пара генитальных щетинок. Эуанальные щетинки всегда имеются, хотя иногда это трудно заметные микрохеты.

Дейтонимфа и половозрелые клещи. Длина опистосомы примерно равна длине подосомы. Подосомальный щит увеличивается за счет периферического разрастания, на опистосоме появляется большой опистосомальный щит. Полностью заканчивается формирование хетома.

У родакарид на спинной стороне подосомы максимальное количество щетинок 23 пары. В дополнение к протонимфальному набору хет появляются щетинки F_3 и F_4, ET_1, ET_2, T_2, M_1, M_3 и M_5. Такой набор щетинок характерен для клещей подсемейства Rhodacarinae, эфиопских родов подсемейства Rhodacarellinae, а также клещей группы *Francescae* рода *Rhodacarellus.* У клещей рода *Rhodacarellus* группы *Subterraneus*, а также большинства родов подсемейства Dendrolaelapinae — 22 пары щетинок (отсутствуют щетинки F_4). У клещей рода *Rhodacarellus* группы *Arcanus* такой же хетом, как и у группы Subterraneus, но у них появляется дополнительная пара щетинок S_x между S_1 и S_2. Топография щетинок в пределах семейства варьирует в небольших пределах, наиболее часто изменяют свое положение относительно других лобные, височные и теменные щетинки. В одних случаях в пределах рода, в других — в пределах групп взаиморасположение этих щетинок постоянно и для каждого таксона их общая топография рассматривается как один фен.

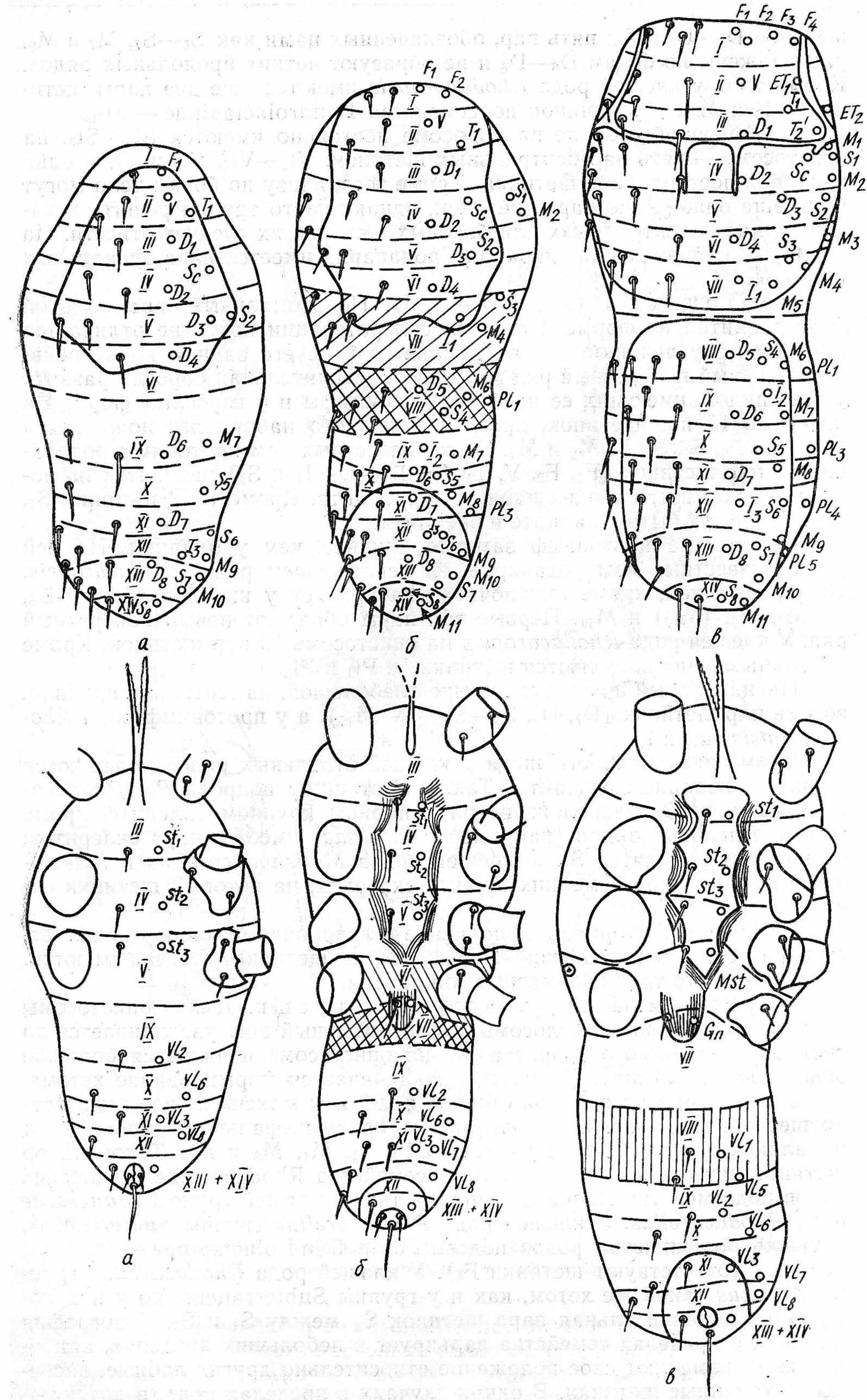


Рис. 2. Спинная (верхний ряд) и брюшная (нижний) сторона клещей рода *Rhodacaropsis*:
а — личинка; *б* — протонимфа; *в* — дейтонимфа.

На спинной стороне опистосомы у дейтонимфы (рис. 1, *в* — 4, *в*) и половозрелых клещей максимальное число щетинок 22 пары: четыре пары дорсальных (D_5—D_8), пять пар предкраевых (S_4—S_8), шесть пар краевых (M_5—M_{11}), две пары вставочных (I_2, I_3) и пять пар боковых (Pl_1—Pl_5). Боковые щетинки расположены иногда на щите, но значительно чаще возле щита. Такой хетом характерен для палеарктических клещей рода *Rhodacaropsis*. У представителей рода *Mediorhodacarus* всего одна вставочная щетинка (I_3), а у клещей всех остальных родов вставочные щетинки отсутствуют и на щите всегда 15 пар щетинок, не считая боковых, количество которых на щите варьирует. Таким образом, на фазе дейтонимфы появляются постоянные для всех родакарид щетинки M_5, кроме того, боковые и вставочные щетинки.

Топография щетинок на опистосомальном щите варьирует в широких пределах, оставаясь постоянной у клещей одного вида и значительно реже в пределах таксонов надвидового уровня.

На брюшной стороне в дополнение к щетинкам, имевшимся у протонимфы, появляются щетинки Mst, Vl_1 и Vl_5. Эуанальные щетинки исчезают.

На основании анализа хетома клещей на всех фазах развития мы предприняли попытку представить, как изменяется и сегментарный состав идиосомы родакарид в постэмбриональный период. Существенный недостаток хетологического метода изучения сегментарного состава клещей заключается в том, что каждый исследователь размещает щетинки, впрочем как и другие метамерно расположенные органы, по сегментам в принципе произвольно. В результате этого на основании одних и тех же фактов делаются разные выводы (Захваткин, 1952, 1953; Hirschmann, 1962; Ситникова, 1978).

Выход из этого затруднения следует искать, на наш взгляд, в изучении, с одной стороны, таксономического веса отдельных щетинок у клещей разного таксономического ранга и с другой — в обязательном анализе хетома на всех фазах развития клеща. Понятно, что чем более вариабельна топография тех или иных щетинок в каждом таксоне, тем меньше их можно принимать во внимание при изучении сегментарного состава. Это же относится и к топографии щетинок на разных фазах развития.

У изученных нами клещей семейства Rhodacaridae топография личиночного набора хет у клещей каждого рода полностью сохраняется на всех последующих фазах, что позволяет «узнавать» сегменты.

Развитие клещей изученных нами родов семейства Rhodacaridae представляется нам следующим образом. На подосоме личинки хорошо выделяются тергиты I—VI сегментов и стерниты I—V сегментов, стернит VI сегмент не развит; на опистосоме тергиты и стерниты IX—XIV сегментов. У протонимфы формируются тергиты VII и VIII сегментов и стерниты VI и VII сегментов, у дейтонимфы — стернит VIII сегмента.

У личинки на тергите I сегмента расположены щетинки F_1, II — V и T_1, III — D_1, IV — Sc и D_2, V — S_2 и D_3, VI — D_4, IX — M_7 и D_6, X — S_5, XI — D_7, XII — S_6 и M_9, XIII — D_8 и S_7 и XIV — S_8.

У протонимфы личиночный набор щетинок расположен на тех же сегментах, что и у личинки. Кроме того, на тергите I сегмента появляются щетинки F_2, IV — S_1 и M_2, VII — I_1, M_4, S_3, VIII — D_5, S_4, M_6, XI — M_8, XIII — M_{10} и XIV — M_{11}.

У дейтонимфы личиночный и протонимфальный наборы щетинок также расположены на тех же сегментах. Кроме них на тергите I сегмента появляются щетинки F_3 (F_4), II — ET_1, III — ET_2, T_2, IV — M_1, VI — M_3, VII — M_5. У дейтонимфы появляются также щетинки Pl_1—Pl_5, расположение которых не столь упорядочено в пределах семейства.

На брюшной стороне четко расположены только щетинки III—IX сегментов: на всех фазах развития на III—V сегментах — St_1—St_3, на

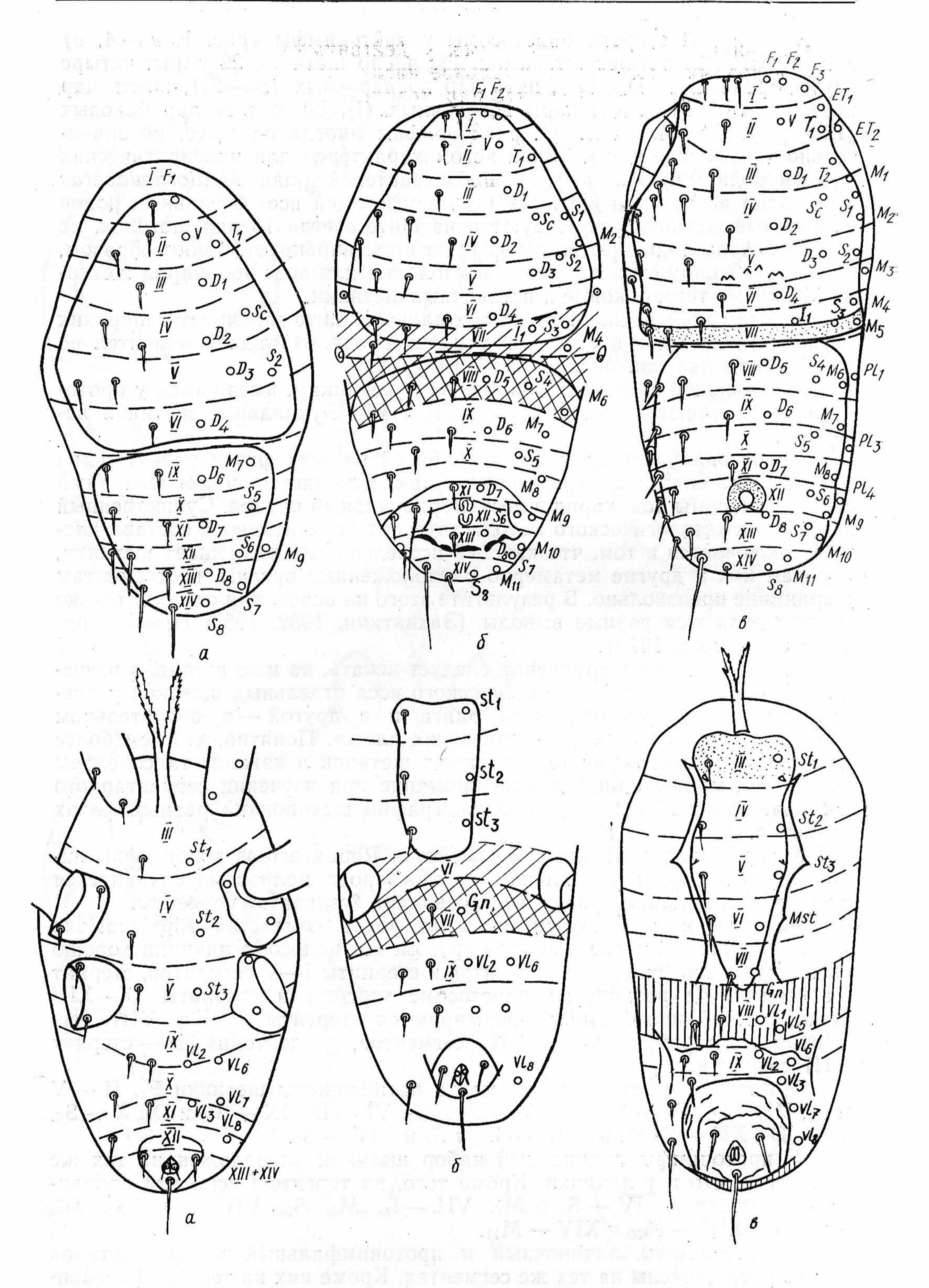


Рис. 3. Спинная (верхний ряд) и брюшная (нижний) сторона клещей рода *Rhodacarellus*
а — личинка; *б* — протонимфа; *в* — дейтонимфа.

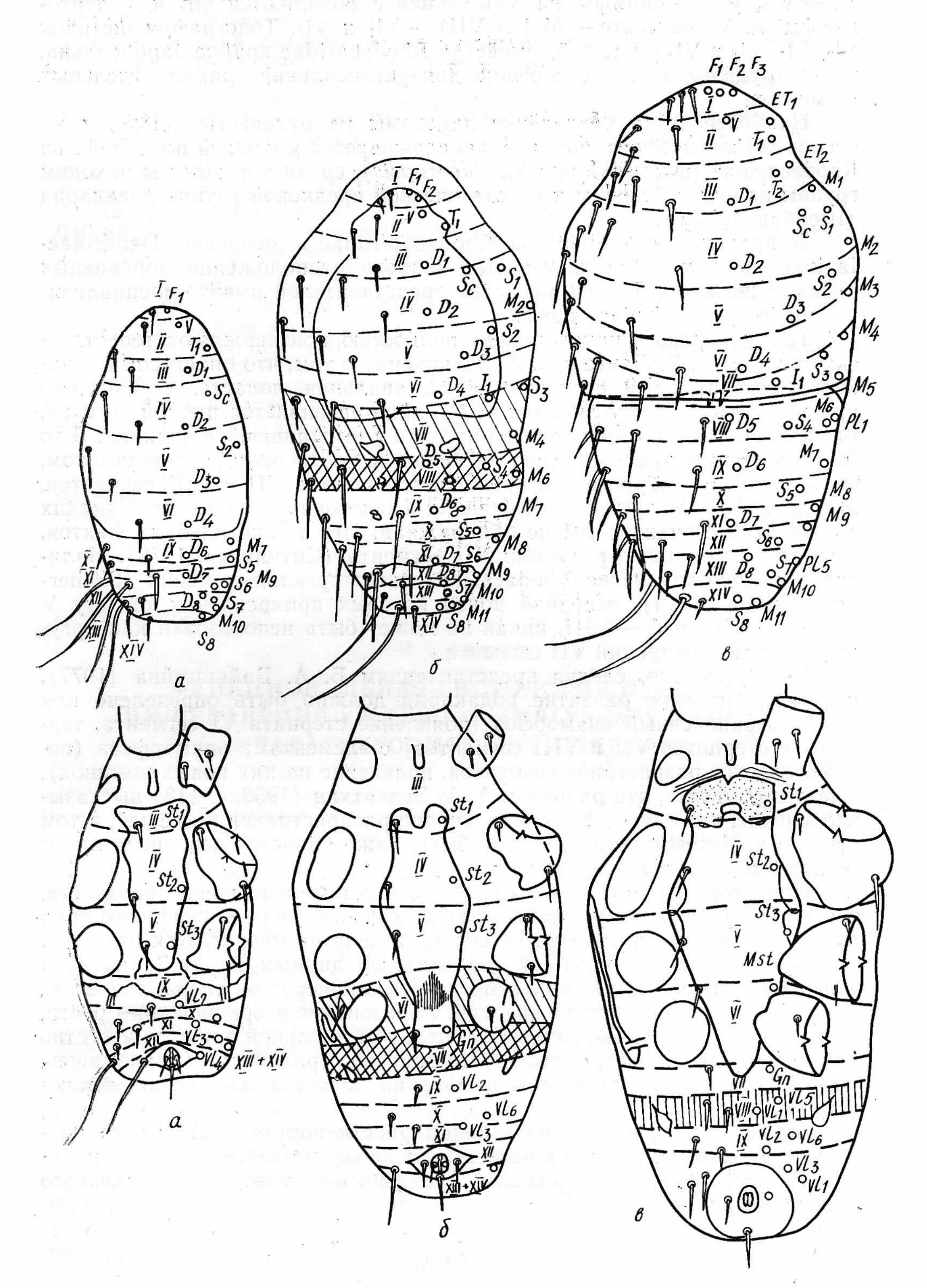


Рис. 4. Спинная (верхний ряд) и брюшная (нижний) сторона клещей рода *Insectolaelaps*:
а — личинка; *б* — протонимфа; *в* — дейтонимфа.

IX — Vl_2, у протонимфы на VII сегменте появляются Gn и у дейтонимфы на VI сегменте — Mst и VIII — Vl_1 и Vl_5. Топография щетинок Vl_3, Vl_6, Vl_7 и Vl_8 у клещей семейства Rhodacaridae крайне вариабельна, что затрудняет их использование для установления границ отдельных сегментов.

Наиболее четко разделение идиосомы на отдельные сегменты на основе хетологического анализа, прослеживается у клещей подсемейства Rhodacarinae (исключая род *Rhodacaropsis*), среди которых мы находим группы наиболее близкие к гипотетической предковой группе родакарид (Щербак, 1980 б).

В пределах подсемейства Rhodacarellinae и особенно Dendrolaelapinae возможно нарушение метамерного расположения дорсальных краевых щетинок. Это же касается представителей высоко специализированного рода *Rhodacaropsis*.

Таким образом, наши данные полностью подтверждают теоретические выводы А. Б. Ланге и А. А. Захваткина о том, что опистосома родакарид состоит из 9 сегментов плюс анальная лопасть. Совершенно правилен вывод, что у личинки еще в яйце развивается шестой сегмент, тергальная часть которого всегда развита у вылупившейся личинки. В то же время рассмотренный выше материал не подтверждает вывода о том, что в процессе эмбриогенеза происходит развитие VII и VIII сегментов, находящихся у вылупившейся личинки в зачаточном состоянии. Никаких следов этих сегментов мы не обнаружили. Нет также никаких фактов, свидетельствующих о редукции VII сегмента (Ситникова, 1978). Наличие у клещей семейства Rhodacaridae интертергальных мышц (Shcherbak, Akimov, 1974), передний конец которых прикреплен к тергиту V сегмента, а задний — VIII, никак не может быть использован как аргумент в пользу редукции VII сегмента.

Следовательно, следуя представлениям Б. А. Вайнштейна (1977), постэмбриональное развитие родакарид должно быть определено как строго ограниченный анаморфоз (появление стернита VI сегмента, тергитов и стернитов VII и VIII сегментов) с элементами эпиморфоза (периферическое разрастание сегментов, появление на них новых щетинок). Следует отметить, что раньше и А. А. Захваткин (1953, с. 118) высказывал мнение, что анаморфоз очень широко распространен у клещей, в том числе и у *Mesostigmata* и, может быть, даже является основным типом их постэмбрионального развития.

При этом мы хотели бы отметить, что развитие новых сегментов, т. е. образование зоны роста, не непосредственно впереди переднего края анальной лопасти, а впереди IX сегмента дела не меняет. Как известно, протонимфальные сегменты у орибатид, по данным А. А. Захваткина (1953), развиваются также не непосредственно перед анальной лопастью, а через несколько сегментов впереди. Образование вторичной зоны роста, смещенной на несколько сегментов вперед от анальной лопасти, известно для некоторых полихет, олигохет, многоножек, трилобитов (Беклемишев, 1964, с. 208), и клещи в этом отношении не являются редким исключением.

Вопрос о том, насколько закономерности постэмбрионального развития родакарид отражают особенности онтогенеза всех групп гамазовых клещей остается открытым. Его решение требует специального рассмотрения.

SUMMARY

Chaetological idiosome analysis in the mite family *Rhodacaridae* Oudemans, 1902 during all developmental stages shows that I-VI tergites and I-V sternites are well pronounced on larval podosome, IX-XIV tergites and sternites — on opistosome, VII and VIII tergites and VI and VII sternies appear in protonymph and VIII sternite — in deutonymph. Postembryonic Rhodacarid mites development is designated as a strictly limited anamorphosis with some elements of epimorphosis.

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных : Проморфология.— М. : Наука, 1964.— Т. 1. 432 с.
Вайнштейн Б. А. Эволюция онтогенеза акариформных клещей.— В кн.: Морфология и диагностика клещей. Л.: 1977, с. 5—16.
Захваткин А. А. Разделение клещей (Acarina) на отряды и их положение в системе Chelicerata.— Паразитол. сб., 1952, **14**, с. 5—46.
Захваткин А. А. Исследование по морфологии и постэмбриональному развитию тироглифид.— В кн.: Захваткин А. А. Сборник научных работ. М. Изд-во Моск. ун-та, 1953, с. 9—120.
Ланге А. Б., Захваткин А. А. Конспект курса «Акарология».— Там же, с. 285—334.
Ланге А. Б. Подтип хелицеровые (Chelicerata).— В кн.: Жизнь животных. М., : Просвещение, 1969, т. 3, с. 10—134.
Ситникова Л. Г. Основные направления эволюции клещей и вопрос о их монофилии.— Энтомол. обозрение, 1978, **57**, № 2, с. 431—457.
Щербак Г. И. Клещи семейства Rhodacaridae Палеарктики.— Киев : Наук. думка, 1980 а.— 216 с.
Щербак Г. И. Клещи семейства Rhodacaridae Oudemans, 1902 Палеарктики : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук.— Киев, 1980 б.— 43 с.
Hirschmann W. Die Arten Rhodacarellus silesiacus Willmann, 1936.— Acarologie: SchrReihe Vergl. Milbenk, 1962, **5**, Folge 5, S. 49—52.
Karg W. Die freilebenden Gamasina (Gamasides), Raubmilben.— Jena: Fischer, 1971.— 475 S.— (Die Tierwelt Deutschlands; T. 59).
Shcherbak G. L., Akimov I. A. The importance of "scleronodules" in the systematics of the family Rhodacaridae Oudemans, 1902.— In.: Proc. 4th intern. congr. acarology, S.t., 1974, p. 467—470.

Институт зоологии
им. И. И. Шмальгаузена АН УССР

Поступила в редакцию
8.IX 1981 г.

УДК 595.422:541+591.461.1

И. С. Старовир

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ГИСТОЛОГИЯ ПРОЦЕССА ПИЩЕВАРЕНИЯ У КЛЕЩЕЙ *AMBLYSEIUS REDUCTUS* (PARASITIFORMES, PHYTOSEIIDAE)

Задачей настоящего исследования было выяснение морфо-функциональных особенностей пищеварительной системы фитосейидного клеща *Amblyseius reductus*, который, как и *A. andersoni*, является естественным регулятором численности паутинных клещей.

Материал и методика. Работа проводилась с клещами *A. reductus* из лабораторной культуры, питавшихся паутинными клещами *Tetranychus cinnabarinus*. Для изучения морфо-функциональных изменений эпителия средней кишки и дивертикул в процессе переваривания пищи фиксировали молодых особей (в основном самок) через различные промежутки времени (1; 2; 5; 10; 15; 20; 25; 30 мин. и 3; 9; 12; 24; 48 час. после питания) в фиксаторах Буэна, Дюбоск-Бразиль (Роскин, 1957). После обезвоживания спиртами клещей проводили через метил-бензоат и заливали в парафин. Срезы окрашивали азановым методом, гематоксилином Эрлиха с докраской эозином, шифф-иодной кислотой (ШИК), железным гематоксилином по Гейденгайну и проводили окраску белков бромфеноловым синим с сулемой (Пирс, 1962).

Результаты. Сравнение серийных гистологических срезов позволило изучить морфологические изменения эпителия кишечника на разных этапах пищеварительного процесса. Хорошо были заметны изменения размера и формы клеток, ядра, а также появление и исчезновение включений, пищевых гранул, зернистость, плотность и окраска цитоплазмы. Функциональное состояние клеток кишечного эпителия голодных клещей *A. reductus* не отличается от такового голодных клещей *A. andersoni*, описанного нами ранее (Акимов, Старовир, 1977).

На срезах клещей, фиксированных через 1 мин. после кормления, видно, что в полости кишечника происходит интенсивное превращение секреторных клеток в пищеварительные и массовое отторжение клеток в просвет вместе с цитоплазмой. Однако оставшиеся пищеварительные клетки немногочисленны, имеют нечетко выраженные границы, небольшие (высота 5,2—7,7 мкм). Цитоплазма их неплотная, незернистая, слабо